Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 15. Dezember 1969 Nr. 210

Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der Coleorrhyncha (Insecta, Hemiptera)

Phylogenetische Studien an Hemiptera IV: Heteropteroidea (Heteroptera + Coleorrhyncha) als monophyletische Gruppe

Von Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 4 Abbildungen

INHALT

A Einleitung

Anfangs wurden die nur aus Südamerika bzw. der australischen Region bekannten Vertreter der Coleorrhyncha in eine bestehende Heteroptera-Familie (Ochteridae) eingeschlossen (Haglund 1899) bzw. als eigene Heteroptera-Familie (Peloridiidae) angesehen (Breddin 1897). Später fiel auf, daß nicht nur mit Heteroptera, sondern auch mit Homoptera-Teilgruppen „Ähnlichkeiten" bestehen (Bergroth 1924, China

1924), so daß MUIR (in BERGROTH 1924: 181) den Peloridiidae den Rang einer eigenen Unterordnung „Pseudohomoptera" zubilligte, „to be placed between the Heteroptera and the Homoptera".

Mit der detaillierten Untersuchung von MYERS & CHINA (1929) wurde es zur allgemeinen Ansicht (die auch in neuen zusammenfassenden Darstellungen wie POISSON & PESSON 1951 in GRASSÉ; EVANS 1963 Eingang gefunden hat), daß die Peloridiidae zu den Homoptera gehören. Die Homoptera sollen sich demnach in „Auchenorrhyncha", „Sternorrhyncha" und „Coleorrhyncha" (mit der einzigen Familie Peloridiidae) gliedern.

Durch eine Untersuchung der Symbionten kam MÜLLER (1951) zu der Auffassung, daß die Peloridiidae mit den Fulgoroidea, also einer Teilgruppe der Auchenorrhyncha-Hauptgruppe Fulgoromorpha am nähesten verwandt seien (er ging allerdings davon aus, daß die Peloridiidae zu den Homoptera gehören).

COBBEN (1965: 62) glaubt, daß seine Befunde an Eiern „mehr auf eine homoptere als auf eine heteroptere Verwandtschaft" hindeuten und betont insbesondere Ähnlichkeiten mit Cicadelloidea („Jassoidea"), also einer Teilgruppe der anderen Auchenorrhyncha-Hauptgruppe Cicadomorpha.

Daß diese zwei verschiedenartigen Untersuchungen die Zugehörigkeit der Peloridiidae zu den Homoptera vertreten, darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß die zweite Untersuchung nicht das Ergebnis der ersten bestätigt (beide halten verschiedene Teilgruppen für die nächsten Verwandten der Peloridiidae), und daß weder mit Symbiosetypen noch mit Eistrukturen „die Homoptera" charakterisiert sind.

Schließlich fand WOOTTON (1965) ein Flügelmerkmal, das er als Synapomorphie der Heteroptera + Coleorrhyncha deutet.

Die Stellung der Peloridiidae im System der Hemiptera ist also noch immer ungeklärt. Es ergeben sich zahlreiche grundsätzlich verschiedene Möglichkeiten, von denen die folgenden in der Literatur vertreten wurden:

1. Peloridiidae sind Mitglieder der Heteroptera-Teilgruppe Geocorisae (d. h. Peloriidae sind Landwanzen);
2. Peloridiidae sind Mitglieder der Homoptera-Auchenorrhyncha-Teilgruppe Fulgoromorpha (d. h. Peloridiidae sind fulgoromorphe Zikaden);
3. Peloridiidae sind Mitglieder der Homoptera-Auchenorrhyncha-Teilgruppe Cicadomorpha (d. h. Peloridiidae sind cicadomorphe (cicadelloide) Zikaden, s. S. 22);
4. Peloridiidae sind gleichrangig mit Homoptera-Auchenorrhyncha bzw. Homoptera-Sternorrhyncha (d. h. Peloridiidae sind zwar Homoptera, aber keine Zikaden);
5. Peloridiidae sind gleichrangig mit den gesamten Homoptera bzw. den gesamten Heteroptera (d. h. Peloridiidae sind weder Homoptera (Zikaden + Pflanzenläuse) noch Wanzen); die Peloridiidae (= Coleorrhyncha) sind a) mit den Heteroptera oder b) mit dem Homoptera am nähesten verwandt.

Die Auflösung dieses Verwandtschaftsproblems unter koordinierender Deutung der bisherigen Befunde ist mit der HENNIG'schen Methodik phylogenetischer Forschung (HENNIG 1950, 1957, 1966, etc., BRUNDIN 1966, 1968) möglich. Es soll im folgenden versucht werden, unter morphologischen und anatomischen Merkmalen Synapomorphien, d. h. gemeinsam abgeleitete, von einem gemeinsamen Vorfahren

übernommene Merkmale zu finden. Sie ermöglichen die Begründung der Monophylie und der Schwestergruppen. Heteroptera, Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha verschiedener Teilgruppen konnten an eigenem Material untersucht werden; für die nur in der Neotropis bzw. Australis vorkommenden seltenen Peloridiidae stützt sich die Untersuchung auf die in der Literatur vorhandenen Texte und Abbildungen.

B Diskussion der morphologischen Merkmale

I. Die von Myers & China angeführten Merkmale

Die von Myers & China (1929: 292) als Gemeinsamkeit zwischen Peloridiidae und Homoptera angegebenen Merkmale sollen im folgenden auf ihren Charakter (plesiomorph, synapomorph, konvergent) untersucht werden:

1. Vollständiges Fehlen der Gula: Das Vorhandensein einer Gula ist ein abgeleitetes Merkmal der Heteroptera (sensu stricto), das offenbar in direktem Zusammenhang mit der Prognathie steht (welche innerhalb der Hemiptera alleine bei Heteroptera vorkommt). Das Fehlen dieser Bildung bei Peloridiidae und Homoptera ist somit eine Symplesiomorphie, die keine Zusammengehörigkeit beweist.

2. Starke, „cicadoide" Entwicklung des Trochantinus: Dies ist unzutreffend. Wie eigene Untersuchungen zeigten, kommt ein Trochantinus bei Heteroptera und Homoptera vor (nur bei Sternorrhyncha fehlt der Trochantinus des Mittelbeins). Hierbei zeigte sich auch, daß der Trochantinus auch bei Heteroptera sehr groß und deutlich sichtbar ist, wenn man die verlängerten Pleuralplatten abträgt; er ist sogar größer als der von Peloridiidae (l. c., fig. 3b) gezeichnete! Außerdem bestehen innerhalb der Auchenorrhyncha keine solchen Unterschiede, daß man von „cicadoiden" oder anderen „Typen" sprechen könnte.

3. Großer und getrennter Analkegel: Die bei Peloridiidae vorliegende Ausbildung des Analkegels ist keineswegs ein „homopterous character", wie Myers & China (l. c.) annahmen!

Bei den Auchenorrhyncha besteht er stets aus mehreren Segmenten: Die Segmente 10 und 11 und die Analklappen, „anal styles", sind aufeinander gesetzt (cf. Singh-Pruthi 1925, Taf. 19—31, Kramer 1950, Taf. 14), wobei der Durchmesser des 10. Segments größer ist als der Durchmesser des 11. Auch dann, wenn das basale (10.) Segment besonders lang ist, wie bei manchen Cicadelloidea und Fulgoroidea [Singh-Pruthi 1925, fig. 224, 234, 254, Evans 1940/1941, fig. 18 (*Tettigarcta*)] sind die übrigen „Aufsatzglieder" doch vorhanden.

Bei den Peloridiiden ist jedoch der Analkegel „einteilig".

Auch die Heteroptera (Geocorisae wie Hydrocorisae) weisen einen „einteiligen" Analkegel auf[1]): Nach Snodgrass (1935: 598) und Poisson (1951: 1680) ist er aus zwei Segmenten verschmolzen. Eigene Beobachtungen an *Graphosoma* (Pentatomidae, Scutellerinae) zeigen, daß der Analkegel wohlentwickelt ist: Er besteht aus einem Basalstück, in welches das Paar dorsoventraler „Analklappen" umgestülpt eingezogen ist. Das Basalstück ist stark sklerotisiert, der ventrale Bereich ist aber hyalin, und auch entlang der dorso-medianen Längsachse verläuft eine hyaline Zone; der Analkegel besteht also aus zwei lateralen Platten.

---

[1]) Singh-Pruthi 1925, fig. 1, 114, 122, Poisson in Grassé 1951, fig. 1487, 1488, Text S. 1680.

Derselbe Bauplan erscheint in der Peloridiiden-Abbildung von Myers & China (l. c., fig 5): der Analkegel ist einteilig und in Dorsal- und Ventralansicht (l. c., fig. 5a, c) sind gestrichelte Linien eingezeichnet, die nur als Skleritgrenzen bzw. Beginn hyaliner Zonen gedeutet werden können; dafür spricht auch, daß in Seitenansicht (l. c., fig. 5b) keine Strichelungen eingetragen sind, die Seitenwand des Analkegels ist einheitlich sklerotisiert. Helmsing & China (1937: 485) berichten über die Peloridiide *Hemiodoecus veitchi*, daß ein distales Segment in den einteiligen Analkegel eingestülpt sei; das entspricht dem oben bei Heteroptera erwähnten Bau.

Da nicht nur bei Landwanzen, sondern auch bei Wasserwanzen[1]) dieser „einteilige" Analkegel ohne „Aufsatzglieder" vorkommt, also in beiden Teilgruppen der Heteroptera und auch bei den Peloridiiden, sei der Schluß gezogen, daß es sich in diesen Gruppen um eine synapomorphe Ausprägung des Analkegels handelt.

Die relative Größe wird demgegenüber als wenig bedeutsam erachtet, da sie einen graduellen Unterschied darstellt (in vielen Gruppen variiert sie innerhalb kleiner systematischer Einheiten graduell).

Die „freie" Lage des Analkegels ist ursprünglich (seine Bestandteile sind ja ursprünglich normale terminale Abdominalsegmente). Nur bei den Heteroptera ist er mit den Teilen des Kopulationsapparates mit in die besondere Bildung der „Genitalkapsel" einbezogen.

Die freie Lage des Analkegels bei Peloridiidae und Homoptera ist als Symplesiomorphie zu bewerten und ist also kein Argument zugunsten einer „Homopteren-Verwandtschaft" der Peloridiiden.

4. Struktur der „basal plates" der ♂ Genitalien: Auch in diesem Punkt kann ich nicht mit Myers & China übereinstimmen: Die Struktur der Skleritelemente an der Aedeagus-Basis der Peloridiidae ist nicht identisch mit einem der bei den Auchenorrhyncha vorkommenden Typen (s. u.), sondern ist prinzipiell gleich mit dem entsprechenden Merkmal der Heteroptera.

Der Untersuchung von Singh-Pruthi (1925) ist die genauere Kenntnis der Anatomie der ♂ Genitalien sehr zahlreicher Arten der Hemiptera zu verdanken. Die von ihm aufgestellten 3 Typen der Genitalia der Homoptera (l. c.; 235—236) sind später zum Teil übernommen, zum Teil bestritten worden. Da praktisch nur das Vorhandensein oder Fehlen (bzw. graduelle Unterschiede wie „well developed" / „almost not developed") der Subgenitalplatte und Parameren bei der Aufstellung der Typen berücksichtigt ist, erscheint mir diese Art der Typisierung nicht sehr glücklich. Im übrigen werden dadurch Beziehungen zwischen Cicadidae und Coccina bzw. zwischen Fulgoroidea und Psyllina vorgetäuscht, die inzwischen widerlegt sind (Schlee 1969b, c). Bei Vergleichen von eigenem Material mit den Abbildungen Singh-Pruthi's stellte sich heraus, daß sich auf Grund der Gelenkungen (die Singh-Pruthi nicht dargestellt oder berücksichtigt hat) folgende prinzipiell verschiedene Bautypen der Aedeagus-Basis aufstellen lassen:

Cicadelloidea (Typ 1): Die Basis der chitinisierten Penisröhre steht durch ein Gelenk mit einer etwa horizontal liegenden Platte in Verbindung, die etwa trapezförmig, Y-förmig, oder etwa X-förmig (die nach oral weisenden Fortsätze sind länger als die nach caudal zeigenden) ist, und deren orallaterale Ecken gelenkig mit den „Parameren" verbunden sind (cf. Singh-Pruthi 1925, fig. 177—219).

Membracidae (Typ 1): Ihr Bauplan ist prinzipiell identisch mit dem der

Cicadelloidea: eine horizontale Platte steht mit der Aedeagus-Basis in gelenkiger Verbindung (cf. SINGH-PRUTHI 1925, fig. 156—161).

Cercopoidea (Typ 2): Mit der Basis des Penis ist ein konisch-trichterartiges Gebilde von der Form eines Kegelstumpfes gelenkig[2]) verbunden, welches aus zwei gekrümmten Platten[2]) besteht, die entlang der dorsomedianen und ventromedianen Längsachse nicht[2]) miteinander verschmolzen sind. An ihrem oral-lateralen Ende stehen sie über ein Gelenk[2]) mit den Parameren in Verbindung (cf. SINGH-PRUTHI 1925, fig. 162—176).

Cicadoidea (Typ 3): Bei dieser Gruppe fehlen die Parameren. Auch ist an der Penisbasis keinerlei Gelenk mit irgend einer plattenartigen Struktur vorhanden. Die Penisbasis ist sehr stark und charakteristisch gekrümmt und ihr Ende ist in zwei (spitzwinklig zueinander stehende) Fortsätze ausgezogen, die nach oral-ventral gerichtet sind. Es kann hier nicht entschieden werden, ob diese Bildung die verschmolzenen Basalplatten (wie SINGH-PRUTHI das annimmt) oder lediglich Fortsätze des Aedeagusrohres darstellen.

Fulgoroidea (Typ 4): An der Basis des Penisrohres gelenkt ein langer, nach ventral gerichteter stabförmiger Fortsatz (er kann in seinem Dorsalbereich plattenförmige Anhänge aufweisen) dessen Ventralende zwei kleine Gelenkhöcker für die Artikulation mit den Parameren aufweist.

Das Chitinrohr des „Penis", das (wie bei Cicadoidea, Cicadelloidea, Membracidae, Cercopoidea) den ductus ejaculatorius umhüllt und eine terminale Öffnung aufweist, wird bei einem Teil der Fulgoroidea von einer zusätzlichen chitinisierten Umhüllung umgeben, so daß der Penisapparat in „phallosoma, conjunctive, vesica" gegliedert ist.

Heteroptera (Typ 5): Ohne auf die Frage der Homologie mit den „basal plates" der Homoptera einzugehen, kann man feststellen, daß die Heteroptera der verschiedensten Gruppen (der Geocorisae ebenso wie der Hydrocorisae!) einheitlich einen etwa hufeisenförmigen Sklerit aufweisen, der den Basalabschnitt des chitinisierten Aedeagus begrenzt (cf. SINGH-PRUTHI 1925, fig. 4—132).

In vielen Fällen besteht dieses „Hufeisen" aus zwei ventralmedian verschmolzenen Skleriten, bei manchen ist eine solche Abgrenzung nicht erkennbar. Häufig wird die offene Seite des Hufeisens durch einen Quersteg („basal-plates bridge") verbunden. Das Hufeisen ist in den meisten Fällen dorsoventral orientiert, kann aber auch annähernd horizontal liegen. In jedem Fall tritt der ductus ejaculatorius durch die Öffnung des Hufeisens in den Übertragungsapparat ein.

Peloridiidae (Typ 5): Auch bei Peloridiiden kommt, wie aus den Abbildungen von MYERS & CHINA (1929, fig. 5a—c) und HELMSING & CHINA (1937, Text-fig. 2c, d) hervorgeht, ein hufeisenförmiger, vertikal stehender, nach dorsal geöffneter Sklerit an der Basis des Aedeagus vor, welcher der bei Heteroptera beschriebenen Struktur gleicht (und von allen für die Homoptera beschriebenen Typen — s. o. — abweicht).

Zusammenfassung zu Punkt 4: Innerhalb der Hemiptera werden 5 Typen der Aedeagusbasis-Strukturen unterschieden: Typ 1 ist charakteristisch für Cicadelloidea + Membracidae, Typ 2 für die Cercopoidea, Typ 3 für die Cicadoidea, Typ 4 für die Fulgoroidea, Typ 5 für die Heteroptera (Geocorisae und Hydrocorisae) + Peloridiidae. Jeder dieser Typen ist innerhalb der genannten Gruppe(n) einheitlich

---

[2]) ist bei den Abbildungen SINGH-PRUTHI's nicht erkennbar.

vorhanden, die Bautypen sind voneinander prinzipiell verschieden, d. h. die Variationsbreiten überschneiden sich nicht.

Da auch bei Thysanoptera an der Basis des „Aedeagus“ ein Sklerit vorkommt[3]), der dem „Hufeisen“ der Heteroptera und Peloridiidae vergleichbar erscheint, wenn er auch im Feinbau abweicht, so ergibt sich folgende Vorstellung:

Zum Grundbauplan der Hemiptera + Thysanoptera gehört eine mit einem besonderen Skleritsystem ausgezeichnete Aedeagus-Basis. Diese hat sich in die oben beschriebenen 5 Typen (und den bei Thysanoptera vorliegenden Typ) differenziert. Die Reihenfolge der Differenzierungsschritte zu diesen Typen ist erst durch eine eingehende vergleichende Untersuchung des Feinbaus und der Funktion unter Berücksichtigung der Sternorrhyncha feststellbar. Jetzt ist noch unklar, wie weit diese Typen Umbildungen oder Neubildungen enthalten; insbesondere könnte die einfache Struktur bei den Cicadoidea rein formal als Reduktionsform von jedem der anderen Typen abgeleitet werden.

Es ist also wohl jeder der 5 Typen der Hemiptera als (in verschiedene Richtungen vom Grundplan der Hemiptera + Thysanoptera) abgeleitet anzusehen, so daß die prinzipielle Übereinstimmung bei Heteroptera + Peloridiidae bzw. Cicadelloidea + Membracidae als Zeichen nähester Verwandtschaft angesehen werden darf.

II. Weitere „übereinstimmende“ Merkmale

Breddin (1897: 11) und China (1927: 625) geben noch weitere übereinstimmende Einzelheiten von Peloridiidae und Heteroptera an: Wölbung des Bauches; Form der Beine; Gliederung der Tarsen; Gestalt und Eingelenkung der Fühler; Auswölbung am Prosternum (Peloridiidae und innerhalb der Heteroptera-Teilgruppe Pentatomidae-Scutellerinae). Von diesen Merkmalen sollen nur die beiden folgenden diskutiert werden:

Abdomenquerschnitt: Das Abdomen der Auchenorrhyncha und Sternorrhyncha weist einen etwa kreisförmigen Querschnitt auf. Tergite und Sternite sind etwa gleich stark gekrümmt und die im Lateralbereich liegenden Platten (Laterotergite, Paratergite) fügen sich — falls vorhanden — dieser Kreisform ein, d. h. sie stehen nicht kantig nach außen. Die Stigmenöffnungen liegen nach lateral gerichtet.

Da diese Konstruktion auch bei der Schwestergruppe der Hemiptera, den Thysanoptera (und den meisten anderen relativ ursprünglichen Insektengruppen) vorliegt, kann angenommen werden, daß der kreisförmige Querschnitt des Abdomens die Grundform der Hemiptera repräsentiert. Soweit diese Ausbildung erhalten blieb (Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha) handelt es sich um Symplesiomorphie.

Bei den Heteroptera und den Peloridiidae sind jedoch nur die Sternite stark gekrümmt, während die Tergite flach ausgebildet sind. Eine einfache oder doppelte Reihe von accessorischen Platten (als Laterotergite, Laterosternite, Paratergite, Connective bezeichnet) schließen Tergite und Sternite dicht zusammen und bilden eine nach lateral stehende Außenkante des Abdomens; die Stigmen weisen nach ventral. Wenn auch die anatomischen Einzelheiten, die mit dieser Umbildung der Abdominalsegmente in Zusammenhang stehen, noch unbekannt sind, da vergleichende Untersuchungen noch fehlen, kann doch dieser morphologische Merkmalskomplex als Synapomorphie angesehen werden.

---

[3]) Priesner [1928/1963, fig. 8, 9 bst = „Basalstück“; 1956 in Tuxen, fig. 211, 213 pe = „Periandrium“ („ring or double ring shaped“)].

Bau der Fühler: Die Fühlerentwicklung der Pterygota ging von dem Fühlertyp mit sehr zahlreichen etwa gleichartigen Segmenten aus. Bei den Thysanoptera finden sich noch 6—9 Segmente, bei fossilen Formen sogar 13 (PESSON 1951 b: 1837, 1863). Sie sind ungefähr gleichgestaltet und verjüngen sich nach distal zu. Unter den Homoptera finden sich bei den Sternorrhyncha Fühler mit zahlreichen Segmenten, die sich allgemein nach distal zu verschmälern oder verkürzen: Aphidina 6 Glieder, fossile bis zu 7 (RICHARDS 1966: 750), Coccina 10, Psyllina 10, Aleyrodina 8.

Fühler dieses Baus gibt es auch bei Auchenorrhyncha (Cicadomorpha: Cicadoidea). Andere Auchenorrhyncha-Teilgruppen haben die Fühlerendglieder zu einer ungegliederten Geißel verschmolzen bzw. das zweite Segment aufgebläht und mit besonderen Sinnesorganen versehen.

Diese Verhältnisse lassen sich folgendermaßen deuten: Zum Grundplan der Hemipteroidea (Thysanoptera + Hemiptera) gehört eine Antenne mit etwa 10 nahezu gleichartigen Segmenten, die sich nach distal zu verkleinern. Nur bei Heteroptera und Peloridiidae vergrößern sich die distalen Segmente. Sie werden keulenförmig. Dies kann als Synapomorphie aufgefaßt werden.

Hinzu kommt, daß die Fühlergliederzahl in beiden Gruppen verringert ist: Bei Heteroptera kommen höchstens 5 Segmente vor (PESSON 1951 a: 1666), bei Peloridiidae 3.

Bei Heteroptera verschiedenster Landwanzengruppen (Wasserwanzen haben umgebildete Fühler) lassen sich kleine ringförmige chitinisierte „Zwischensegmente" finden, wenn man alkoholfixierte Tiere betrachtet oder Antennen genadelter Wanzen mit KOH behandelt. Auch bei Peloridiidae scheint ein solches Zwischensegment vorhanden zu sein, wie die Abbildung bei MYERS & CHINA (1929, fig. 1 a, bzw. reproduziert in POISSON & PESSON 1951 in GRASSÉ fig. 1462) andeutet. Solche Bildungen fehlen sowohl den Auchenorrhyncha als auch den Sternorrhyncha.

III. Zusammenfassung

Keines der von MYERS & CHINA angegebenen (und seither akzeptierten) Merkmale spricht für die Zugehörigkeit der Peloridiidae zu den Homoptera. Es handelt sich entweder um Symplesiomorphien oder um unzutreffende Beobachtungen.

Folgende Synapomorphien von Peloridiidae und Heteroptera beweisen die engste Verwandtschaft dieser beiden Gruppen: Die Ausbildung des Analkegels (S. 3); die Struktur des Sklerites an der Aedeagus-Basis (S. 5); die Besonderheiten des Abdomenquerschnitts (S. 6), und mehrere Einzelmerkmale des Fühlers (S. 7). Hinzu kommt das Flügelmerkmal WOOTTON's (1965).

C Diskussion der Symbiose-Ergebnisse

Dieser Befund (entsprechend der Nr. 5a, S. 2) steht in Widerspruch mit dem Symbioseergebnis (Nr. 2, S. 2). Deshalb muß hier auf diese Untersuchungen näher eingegangen werden, insbesondere deshalb, weil oft den nicht-morphologischen Merkmalen besondere Bedeutung für phylogenetische Aussagen zugemessen wird. Morphologische wie nicht-morphologische Befunde sind grundsätzlich gleich aussagefähig für phylogenetische

Schlußfolgerungen, wenn in beiden Fällen Synapomorphien aus der Menge der „übereinstimmenden Ähnlichkeiten" erarbeitet werden können.

Die Symbioseergebnisse, deren staunenswerte Vielfalt durch BUCHNER (1953) zusammengefaßt wurden, sind aber bis jetzt nur typologisch interpretiert worden. Insbesondere wurde die Zugehörigkeit der Peloridiidae zu den Homoptera bei den Diskussionen über Verwandtschaftsbeziehungen (MÜLLER 1951, 1962, BUCHNER 1953) vorausgesetzt. Das zeigt sich darin, daß bei der Diskussion der Vergleich mit den Verhältnissen der Heteroptera (und anderen Insektengruppen) vollständig unterlassen wurde und auch in der Tatsache, daß die Untersuchung mycetombesitzender Heteroptera zahlenmäßig weit gegenüber den Homopterenarbeiten zurückgeblieben ist. Auch bei BUCHNER (1953) ist nur eine einzige Arbeit aufgeführt, nämlich SCHNEIDER (1940), und diese diskussionslos. Dies ist erstaunlich, weil SCHNEIDER (1940: 621) ausdrücklich auf symbiontische Übereinstimmungen zwischen seinen Befunden an Heteroptera und denen der Zikaden (MÜLLER 1939) hingewiesen hat.

Außerdem wurde bisher die Möglichkeit konvergenter Entstehung gerade der entscheidenden „a-Symbiose" nicht genügend untersucht.

I. Grundsätzliche Schwierigkeiten der Symbiose- bzw. nichtmorphologischen Untersuchung für phylogenetische Schlußfolgerungen

Nichtmorphologische Untersuchungen stehen allgemein vor besonderen Schwierigkeiten bei der phylogenetischen Auswertung, weil sie erstens mit relativ merkmalsarmen Elementen zu tun haben (gegenüber dem relativen Merkmalsreichtum bei der Morphologie sensu stricto), zweitens auf zunächst relativ geringer Vergleichsbasis aufbauen müssen, und drittens eine Entscheidung über den Aussagewert der gefundenen Variationen äußerst schwierig ist. Viertens kann die Entwicklungsrichtung von Strukturen praktisch nur von „einfach" nach „kompliziert" festgelegt werden (Typologie).

Diese Schwierigkeiten gelten für Symbionten- wie für Serum- oder Chromosomen-Untersuchungen (einschließlich Riesenchromosomen) und andere Bereiche. Letztlich muß das auf morphologischer Basis erarbeitete „System" als Entscheidungsinstanz fungieren (cf. REMANE 1967).

Die an Homopterensymbiosen arbeitenden Forscher sind dabei in einer besonders unglücklichen Lage, da das Homopterensystem bisher völlig widersprüchlich dargestellt wurde: Es standen sich etwa 20 verschiedene Meinungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der 8 Teilgruppen (Fulgoroidea, Cicadoidea, Cercopoidea, Cicadelloidea, Psyllina, Aleyrodina, Aphidina, Coccina) als typologische Systeme gegenüber (wozu noch die verschiedenen Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der Peloridiidae kommen). Inzwischen wurde ein Teil der Homopterenphylogenie mit Synapomorphien geklärt (SCHLEE 1969 a—e und die vorliegende Arbeit, cf. Abb. 4).

II. Kurze Übersicht über die Symbiosetypen und ihre phylogenetische Bedeutung

Innerhalb aller Hemipterengruppen kommen Endosymbiosen in Form von Bakterien- bzw. Hefe-gefüllten Mycetomen vor. Die Symbioseforscher benannten die verschiedenen „Typen" der Symbiontenform, Mycetomstruktur etc. mit Buchstaben (a, b,

c ... t, x, B, H, etc.). Zahlreiche Arten beherbergen verschiedene Symbiosetypen gleichzeitig, bei anderen fehlen sie vollständig. In zahlreichen Fällen kennt man den Zusammenhang zwischen dem Fehlen (Verlust?) der Endosymbiose mit der Aufnahme vollwertiger Nahrung (Blut- bzw. körpersaftsaugende Heteroptera; ganze Zellen anstechende Typhlocybidae unter den Zikaden, Phylloxeroidea unter den Aphidina), während sich die symbiontenhaltigen Hemiptera „einseitig" (z. B. vom nährstoffarmen Phloemsaft) ernähren (s. KUNKEL 1967). Von besonderer Wichtigkeit für die hier zur Diskussion stehende phylogenetische Frage ist die sog. a-Symbiose. Sie ist der am stärksten differenzierte (s. u.) Symbiosetyp, von dem man deshalb von vornherein am ehesten den Nachweis der Identität bei verschiedenen Gruppen erwarten würde. Die a-Symbiose ist, den bisherigen Angaben zufolge, in allen 10 Teilgruppen der Hemiptera vorhanden.

Für die 4 Auchenorrhyncha-Teilgruppen und die Peloridiidae wird dieser Symbiosetyp schon bisher als „a-Symbiose" bezeichnet, und auch die Symbiose der 4 Sternorrhyncha-Gruppen wird als „a-Symbiose" gedeutet (MÜLLER 1951: 166). Auch die bei Heteroptera vorkommenden Mycetome mit Bakteriensymbionten und Ovarinfektion können vom Bau des Mycetoms, von Form und Eigenschaften der Bakterien und vom Übertragungsmodus als a-Symbiose bezeichnet werden (cf. die Angaben von SCHNEIDER 1940 und BUCHNER 1953: 206).

III. Die Besonderheiten der „a-Organe" (Peloridiidae, Auchenorrhyncha): Synapomorphie oder Konvergenz?

Die a-Symbiose ist durch besonderes Verhalten der Symbionten (s. Kapitel IV) und durch Differenzierung eines Teils der Mycetomwand („a-Organ") charakterisiert.

Gestalt der a-Mycetome, paarige bzw. unpaare Anzahl sowie syncytialer bzw. epithelialer Aufbau der Mycetomwand variieren innerhalb jeder Hemiptera-Teilgruppe. Wie alle Mycetomsymbionten der Hemiptera entläßt auch das a-Organ seine (umgebildeten) Symbionten zur Infektion des Ovarfollikels.

Der bisher untersuchte Vertreter der Peloridiidae (MÜLLER 1951) weist einen einzigen, in einem dem Ovar anliegenden Mycetom lokalisierten Symbionten auf, der „vermutlich Bakteriennatur" (MÜLLER 1959: 159) besitzt und von MÜLLER (1951) und BUCHNER (1953) vor allem auch wegen des Vorkommens eines differenzierten Wandbereichs des Mycetoms als „a-Symbiose vom Fulgoroidentyp" angesprochen wird. Diese Deutung dient als Begründung für die Aufhebung der Sonderstellung der Peloridiidae (Sonderstellung, d. h. Coleorrhyncha repräsentieren gleichen Rang wie Auchenorrhyncha bzw. Sternorrhyncha) und zur Eingliederung der Peloridiidae in die Auchenorrhyncha-Fulgoromorpha.

Vergleicht man die ausführliche Zusammenschau über die Hemipterensymbiosen bei BUCHNER (1953: 192—371), so ergibt sich nicht nur ein Einblick in die ungeheuere Mannigfaltigkeit der Symbiontenverhältnisse in dieser Gesamtgruppe, in die enorme Variationsbreite und Konvergenzhäufigkeit (s. u.), sondern auch eine Beurteilung der Aussagekraft der „a-Symbiose".

Man kann feststellen, daß der von den Autoren als „a-Organ" bezeichnete „Typ" nicht durch Form oder Struktur seines Mycetoms charakterisiert ist (dieses kann normal hohes Epithel, besonders hohes, oder stark abgeplattetes Epithel aufweisen), sondern durch die Eigenart, daß diejenigen Mycetomteile, welche dem Ovar anliegen, veränderte Wandstruktur aufweisen. (Über die a-Symbionten s. Kapitel IV).

Es sind aber folgende Tatsachen zu bedenken, welche eine konvergente Entstehungsweise der Besonderheiten der „a-Symbiose"

nahelegen: Aus den dokumentarischen Angaben zur Insektensymbiose von BUCHNER (1953) ist ersichtlich, daß die Umbildung eines Teilbereichs des Mycetoms zu „Infektionshügel(n)“ bzw. „Infektionszone(n)“ konvergent eine Reaktion auf lokale Umweltänderung darstellt:

Die Symbionten- und Mycetom-Veränderung (Bildung der „a-Organe“) ist eine Folge einer Kontaktmetamorphose (Ovar/Mycetom):

Kontakt zwischen Ovar und Mycetom, d. h. lokale Veränderung der Umwelt der Symbionten ist bei Peloridiidae und Auchenorrhyncha Voraussetzung für die Veränderung der Mycetomstücke und der Symbionten. Berühren mehrere Punkte des Mycetoms das Ovar, so entstehen mehrere „Infektionszonen“ (Fulgoroidea: l. c. 305, 339).

BUCHNER selbst schreibt (l. c.: 305) bei der Besprechung der Infektionshügel-Genese von „Induktion derartiger Zellnester“ an den Berührungsstellen zwischen a-Organen und Eileiter, und zwar durch Wirkstoffdiffusion: „Offensichtlich diffundieren die hier entstehenden Wirkstoffe auch in die angrenzenden Gebiete der Mycetome, denn das spezifische Zellnest ist an seiner Basis keineswegs stets scharf gegen die Umgebung abgesetzt, sondern läßt vielfach eine mit zunehmender Entfernung abklingende Beeinflussung der Nachbarschaft erkennen ...“.

Diese Besonderheiten (Veränderungen) sind nicht nur bei Peloridiidae und Auchenorrhyncha (Fulgoromorpha und Cicadomorpha) realisiert, sondern auch bei anderen, mit diesen nachgewiesenermaßen (SCHLEE 1969 b, c) nicht am nähesten verwandten Hemipterengruppen: Bei Coccina-Margarodidae (d. h. den mycetombesitzenden Formen unter den Coccina, s. BUCHNER l. c.: 246) und vielleicht auch bei Psyllina (l.c.: 288).

Auch außerhalb der Hemiptera tritt dasselbe Phänomen der Symbiontenveränderung an Kontaktzonen zwischen Mycetom und Ovar ein: Bei dem Käfer *Nosodendron* tritt während der Geschlechtsreife eine Zerschnürung des Mycetoms in zwei völlig getrennte Teile ein, „von denen der eine mit dem Keimlager der Eiröhren verschmilzt. Lediglich in diesem werden vor allem in den Randbezirken Übertragungsformen gebildet“, die wesentlich kleiner und stärker färbbar sind (l. c., 191).

Wahrscheinlich werden bei zahlreichen weiteren Formen die „Infektionsformen“ als Folge von Kontaktmetamorphose gebildet, doch fehlen Hinweise auf diesen Kontakt, da man nicht speziell auf diesen Punkt geachtet hatte.

IV. Die Besonderheiten der „a-Symbionten“: Synapomorphie oder Konvergenz?

Die „a-Symbionten“ sind nicht durch Form oder besondere Eigenschaften (Färbbarkeit etc.) des Bakteriums charakterisiert (es kann schlauchförmig gedrungen oder geschwungen sein), sondern durch die Eigenheit, daß die in den veränderten Mycetomwandabschnitten (s. o.) lokalisierten Bakterien veränderte Gestalt und Eigenschaften (gegenüber den Bewohnern des übrigen Mycetoms) aufweisen. Diese veränderten Formen wandern (wie die Symbionten der anderen Symbiose-Typen) aus dem Mycetom aus und besiedeln das Ovar („Infektionsformen“).

Mit den bei BUCHNER (1953) angeführten Belegen läßt sich aber nachweisen, daß diese Symbiontendifferenzierung vom Chemismus ihrer Umwelt abhängt, diese Differenzierung also Konvergenz bedeutet und nicht als Verwandtschaftsindiz gewertet werden darf. (Über die andere, nur bei manchen „a-Symbionten“ nachgewiesene Besonderheit, die Gallerthülle, s. Kapitel V).

Umweltbedingte Symbiontendifferenzierung:

Symbiontenveränderung kann als „Randeffekt" oder als Folge der Besiedlungsdichte auftreten (bei Bakterien und Hefen):

Bei Trypetidae (Diptera) (l. c.: 114, 118 und Abb. 15) gehen die Bakterien „am Rande" des symbiontenhaltigen Darmgewebes „in kürzere und stärker färbbare Stäbchen über".

Entsprechendes kommt auch bei Käfern vor (l. c.: 153, 191). Über Hefe-Symbionten von Bockkäfern schreibt BUCHNER (l. c.: 137 und Abb. 34 d): „Die ursprünglich schlanke Tropfenform der Symbionten macht bei ihnen mit zunehmender Stärke der Besiedlung der Mycetocyten einer mehr schlauchförmig verlängerten, beiderseits stumpf endenden Platz".

Symbiontenveränderung kann im Zusammenhang mit der Metamorphose stehen:

Bei der Dipterenfamilie Trypetidae (l. c.: 118 und Tafel 2, a—d) sind die Larven-Symbionten plumpe kurze Stäbchen, in jungen Imagines beginnen sie zu sehr langen Fäden auszuwachsen, in legereifen Tieren verändern sie sich zu kurzen Übertragungsformen.

Auch viele Koleopteren-Teilgruppen weisen diese metamorphosebedingten Symbiontenveränderungen auf: Bei Cerambycidae (l. c.: 137) sind die Symbionten bei Larven größer als bei Imagines. Bei Chrysomelidae (l. c.: 154) gibt es als Normalform der Imago breite gedrungene Stäbchen; die Infektionsformen sind kleiner und fast kugelig, in Junglarven sind die Symbionten über fünfmal so lang und weisen veränderte Färbbarkeit auf. Unter den Curculionidae (l. c.: 172—173) finden sich bei Eilarven gewundene Fädchen mit Gallerthülle, in älteren Larven knotenförmige Symbionten, in Imagines erfolgt Vergrößerung, Verdickung, Rosenkranzform und schließlich Zerfall in Kugelform. Bei Silvaniidae (l. c.: 176—178) sind die Symbionten der Larven schlauchförmig gekrümmt, 15—30 μ lang, in der Puppe 60—70 μ, in der Imago 3—6 μ. Infektionsformen (in Nestern lokalisiert) sind stärker färbbar. Die Lyctidae (l. c.: 184) weisen zwei Symbiontensorten auf; beide machen während der Metamorphose besonders starke Form- und Färbbarkeitsveränderungen durch (Kugel-, Stab-, Rosetten-, Involutionsformen) und bilden Infektionsformen aus.

Bei Anoplura (l. c.: 435) gibt es Unterschiede in der Symbiontenform und Farbstoffaffinität bei Larven und Imagines.

Auch bei den Peloridiidae (MÜLLER 1951: 155, 156) sind die Symbionten in männlichen Altlarven am kleinsten, in den erwachsenen etwas größer und mit blasigen Vakuolen versehen; Entsprechendes gilt für das Weibchen, bei dem zusätzlich, im legereifen Zustand, stärkere Kondensation und Verkleinerung einsetzt.

Die Symbiontenform ist von der allgemeinen Umwelt abhängig:

„Passiver" Umweltwechsel: Die Symbionten verändern sich bei ändernder Umwelt: BUCHNER stellte bei Bockkäfern fest (l. c.: 139), „daß die Gestalt der Cerambycidensymbionten eine ziemlich labile ist und ihr lediglich durch die Bedingungen im Wirtsorganismus eine gewisse Konstanz aufgezwungen wird"; bei toten Bockkäfern oder auf künstlichen Nährböden treten „an Stelle der spitzen Tropfenform rundliche Gebilde". Insbesondere für die nährbodenabhängige Symbiontenveränderung gibt es zahlreiche Beispiele (l. c. 456, 605, 606 etc.).

„Aktiver" Umweltwechsel: Symbiontenveränderung bei Wanderung in verschiedene Organe: So findet man bei Coleoptera-Curculionidae „im Eiplasma und bei der Infektion typische Stäbchen, in den Malpighischen Gefäßen angelangt, bilden sie eine Gallerthülle und verlängern sich in S-förmige oder aufgeknäuelte Fädchen" (l. c.: 172 und als weiteres Beispiel großer Variation: Coleoptera-Chrysomelidae (*Donacia*) l. c.: 608).

Bei Mallophaga findet man unterschiedliche Färbbarkeit bei bakteriellen Symbionten in den Ovarialampullen, nach Verlassen der Ampullen und bei Eintritt in die Eizelle. Ähnliches gilt für Rhynchophthiren (l. c.: 444) und andere Gruppen.

Schließlich tritt eine gegenseitige Beeinflussung der Symbionten auf, wenn mehrere Sorten gemeinsam in einem Organ vorkommen.

Die Ausbildung von Bakterien-Infektionsformen kommt nicht nur bei Hemipteren vor:

Auch bei Dipteren (Trypetidae) (l. c.: 118), Coleoptera (*Nosodendron* l. c.: 191; Chrysomelidae l. c.: 153, 154; Silvaniidae l. c.: 177; Lyctidae l. c.: 184), bei Anoplura (l. c.: 435), bei Mallophaga (l. c.: 443) und anderen gibt es bakterielle spezialisierte Übertragungsformen.

Auch Hefen bilden Infektionsformen aus:

Nicht nur bei Bakterien, sondern auch bei Hefen werden Infektionsformen gebildet, die von den normalen Mycetombewohnern abweichen. Beispiele: Coccina-Diaspidae (*Chionaspis*, l. c.: 217, 218, Abb. 100), Coleoptera-Cerambycidae (l. c.: 137). In manchen Fällen kommt es zur Sporenbildung: Bei Coleoptera-Cerambycidae füllen sich „die der Übertragung dienenden Räume der Imago mit sehr charakteristischen Sporen" (l. c.: 138).

V. Zusammenfassung über die Aussagekraft der a-Symbiose

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die bei den a-Organen auftretenden Besonderheiten (Veränderungen des Mycetoms, Bildung von veränderten Übertragungsformen, Symbiontenwanderung aus dem Mycetom ins Ovar) in vielen verschiedenen Insekten-Gruppen von einem veränderten Chemismus der Symbiontenumwelt bewirkt werden, so daß die entstehenden Bildungen bzw. Vorgänge als Konvergenzen bezeichnet werden müssen. Daher dürfen mit diesen Merkmalen (Veränderungen in den a-Organen) keine phylogenetischen Beziehungen der Hemiptera-Teilgruppen begründet werden. Dies schließt jedoch nicht aus, daß die a-Organ-Symbionten selbst eine phylogenetische Aussage ermöglichen. Diese Frage wird im folgenden Kapitel erörtert.

VI. Die a-Symbionten, die symbiontische Grundausstattung der Hemiptera?

Innerhalb aller 10 Teilgruppen (s. Kapitel VIIb) der Hemiptera kommen bakterielle, in Mycetomen lokalisierte Symbionten vor, die über den Ovarfollikel ins Ei einwandern; in mehreren Hemiptera-Gruppen sind besondere, den Symbionten umhüllende Gallertkugeln nachgewiesen (s. u.).

Es stellt sich die Frage, ob diese innerhalb aller Hemiptera-Teilgruppen (aber nicht bei allen ihren Mitgliedern) vorkommende Symbiose („a-Symbiose") die sym-

biontische Grundausstattung der Hemiptera repräsentiert oder ob diese mehrmals innerhalb der Hemiptera entstand.

Im ersten Fall (monophyletische Entstehung in der Stamm gruppe der Hemiptera) wäre die symbiontische Mannigfaltigkeit der verschiedenen Hemiptera-Teilgruppen als Ergänzung, Reduktion und Veränderung der ursprünglichen a-Symbiose aufzufassen, im zweiten Fall müßte die a-Symbiose an zahlreichen Stellen jeweils innerhalb von Hemiptera-Teil gruppen entstanden sein.

Zur Entscheidung dieser Frage stellen sich folgende Probleme:

a) Kann bakteriologisch gesichert werden, daß die Symbionten der „a-Organe" der verschiedenen Gruppen tatsächlich artidentisch sind (bzw., wenn es verschiedene Arten sind, daß diese auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen)?

b) Kann aus der Anatomie oder Ontogenie der Mycetome die Identität gesichert werden?

c) Kann aus der gemeinsamen Übertragungsweise (Ovarialinfektion, Eiinfektion) auf einmalige Entstehung dieses Symbiosetyps geschlossen werden?

d) Kann physiologisch begründet werden, daß das Fehlen von a-Symbiose bei zahlreichen Teilgruppen der Hemiptera auf Verlust beruht?

e) Kann aus der Verteilung der a-Symbiose-besitzenden Formen im Stammbaum entschieden werden, ob der Besitz des a-Symbionten primär oder sekundär ist?

Zu a: Berücksichtigt man die im Kapitel IV angedeutete enorme umweltabhängige Variation der Symbionten, so erscheint einem Nicht-Bakteriologen der Nachweis der Artidentität in den verschiedenen Gruppen kaum möglich. Doch scheinen die bei Auchenorrhyncha gefundenen a-Symbionten (alle?) eine Besonderheit aufzuweisen: Im Lebendzustand (in isotonischer Lösung isoliert) ist der Symbiont von einer 5—12 μ messenden gallertigen Kugelhülle (Müller 1951: 160, 161, Abb. 8) umschlossen. Bei Peloridiidae wurde diese Eigenschaft noch nicht nachgewiesen (Müller 1951: 155, Buchner 1953: 295), da bisher erst fixiertes Material untersucht ist. Bemerkenswert ist, daß nach Müller (1951: 166) auch der Sternorrhyncha-Hauptsymbiont „als eine Entwicklungsform des a-Symbionten anzusehen ist, denn es konnten von Toth bei Aphiden und Resühr bei Cocciden unter besonderen Bedingungen die charakteristischen Kugelhüllen nachgewiesen werden". Die Feststellung „unter besonderen Bedingungen" zieht die Frage nach sich, ob vielleicht alle „a-Symbiosen" der Hemiptera und vielleicht auch bakterielle Symbionten anderer Gruppen bei entsprechender Behandlung diese Besonderheit aufweisen, d. h. ob auch diese Besonderheit umweltbedingte Konvergenz zeigt. Die Aussagekraft dieses Merkmals ist also ungeklärt. Möglicherweise kann es aber (wenn es auch bei Peloridiidae und Heteroptera vorkommend, bei Nicht-Hemipteren aber als nicht erzeugbar nachgewiesen wird) die Identität der Hemiptera-„a-Symbiose" und damit die Monophylie der Hemiptera-„a-Symbiose" aufzeigen.

Zu b: Die Identität des „a-Organs" in den verschiedenen Hemiptera-Gruppen kann nicht mit dem Mycetombau gesichert werden, da dessen Variation innerhalb vieler Teil gruppen so groß ist wie die Gesamt variation der Hemiptera: paarig/unpaar, kugelig/zerklüftet, mit zelliger oder syncytialer Wand. Das Wandepithel ist bei Auchenorrhyncha in der Regel kubisch, bei Peloridiidae stark abgeplattet (Buchner 1953: 295: für Auchenorrhyncha-Fulgoroidea „etwas ungewöhnlich"), ebenso bei Heteroptera (l. c.: 207, 209), doch auch z. B. bei Psyllina

(l. c.: 286) und Aphidina (l. c.: 250), und auch als Ausnahme innerhalb der Auchenorrhyncha-Fulgoroidea (*Stenocranus*) (MÜLLER 1951: 161).

Auch die Entwicklungsweise der Mycetome ergibt keinen Hinweis auf Verwandtschaftszusammenhänge innerhalb der Hemiptera. Nach BUCHNER (1953: 209) entwickeln sich „die *Ischnodemus*-Mycetome (phytophage Heteroptera) ganz ähnlich wie die von *Cimex lectularius* und zahlreichen Homopteren".

Zu c: Die Einwanderung von Symbionten in Ovarfollikel und die von hier aus erfolgende Infektion des Eies ist keine Eigenheit der Hemiptera (oder gar von Teilgruppen): Auch Schaben (BUCHNER 1953: 447), Termiten (l. c.: 458), Käfer (verschiedenste Familien: l. c.: 143, 167, 173, 174, 177, 184, 188, 191), Mallophaga (l. c.: 440), Rhynchophthira (l. c.: 444) und vielleicht auch Diptera (Ceratopogonidae, l. c.: 190) weisen diese Übertragungsweise auf.

Bei Hemiptera werden nicht nur die a-Symbionten, sondern auch die übrigen Symbiontentypen über den Ovarfollikel ins Ei übertragen. Die Übertragungsweise ist also ebenfalls als Charakteristikum der „a-Symbiose" und als Nachweis von deren Monophylie ungeeignet.

Zu d: Von Typhlocybidae unter den Auchenorrhyncha und von Phylloxeridae unter den Aphidina (Sternorrhyncha) ist bekannt, daß sie symbiontenlos sind und daß dies mit der Aufnahme von Zellsaft statt Siebröhrensaft in Zusammenhang steht (BUCHNER l. c.: 665, KUNKEL 1967); es ist wahrscheinlich gemacht, daß das Fehlen von Symbionten Verlust darstellt.

Manche Symbionten verdrängen sich gegenseitig, wie z. B. die t- und H-Symbionten (BUCHNER 1953: 663). Am Beispiel der Cicadellide *Thamnotettix* (l. c.: 665) kann die Reduktion der Zahl der Symbiosetypen und die sekundäre Entstehung monosymbionter Formen (mit ausschließlich a-Symbiose) erkannt werden.

Zu e: Nach MÜLLER (1951: 160, bzw. 1949) wurde der a-Symbiont bei 247 der 370 geprüften Arten (67 %) aufgefunden. Die Formen, denen er fehlt, werden jeweils als hochentwickelte Endformen verschiedener Stammbaumäste angesehen (cf. MÜLLER 1962, Abb. 1). Bei ihnen wird der a-Symbiont durch Hefen verdrängt.

Wenn als erwiesen gelten kann, daß die a-Symbiose besitzenden Formen jeweils die im Ganzen relativ ursprünglichen Formen jeder Gruppe sind und diese a-Symbionten an der Basis aller Teilgruppen vorkommen (wie MÜLLER 1962, Abb. 1 dies darstellt), so ist es recht wahrscheinlich, daß die a-Symbionten ursprünglich allen Auchenorrhyncha zukommen.

Da sie auch den Peloridiidae und primär den Sternorrhyncha zukommen und die mycetombesitzenden Heteroptera ebenfalls entsprechende Symbionten aufweisen, ist es naheliegend, die a-Symbiose als Grundausstattung der Hemiptera anzusehen. (Die Identität der Symbionten — oder, wenn es verschiedene Arten sind, deren Rückführung auf einen gemeinsamen Ursprung — muß aber noch erwiesen werden.)

VII. Sind die Heteroptera primär oder sekundär phytophag?

Wenn die a-Symbiose den Hemiptera primär zukommt, so bedeutet das, daß auch die Heteroptera primär phytophag sind. Dies steht einer weitverbreiteten Meinung entgegen. Im folgenden sollen die Argumente gegeneinander abgewogen werden.

a) Argumente für die primär räuberische Ernährungsweise der Heteroptera

Buchner (1953: 651) geht davon aus, daß „die Hemipteren (!) ursprünglich alle karnivor waren". Diese Vorstellung scheint mir nicht zwingend begründet. Die Punkte seiner Beweisführung sind ebensogut in der Gegenrichtung interpretierbar: „Ausgesprochene Räuber ... (sind) symbiontenfrei geblieben"— ... sind symbiontenfrei geworden (cf. Typhlocybidae bzw. Phylloxeridae, die in Zusammenhang mit der vollwertigen (vielseitigen) Nahrung symbiontenfrei wurden). Daß normalerweise räuberisch lebende Formen im Notfall an Pflanzen saugen, und überwiegend pflanzenfressende Formen auch tierische Nahrung zu sich nehmen, zeigt nicht „mit aller Deutlichkeit, daß hier die Anpassung an strenge Phytophagie noch durchaus im Fluß ist ...", sondern kann ebenso eine konvergente Annäherung an räuberische Lebensweise aufzeigen.

Die Vorstellung von der primär räuberischen Lebensweise der Heteroptera mag verschiedene Gründe haben, die mir aber alle nicht beweiskräftig scheinen. Nach Weber (1930: 157) soll sie auf die Handlirsch'sche Deutung des permischen Fossils *Eugereon* zurückgehen. *Eugereon* kann aber die Ernährungsweise der Hemipteren nicht beweisen, weil das Fossil zu den Palaeodictyoptera gehört. Weiterhin mag die Tatsache, daß sowohl unter den Land- wie Wasserwanzen Räuber vorkommen, zu dieser Einstellung geführt haben — doch gibt es schließlich in beiden Gruppen auch Pflanzensauger. (Möglicherweise lassen auch unangenehme menschliche Erfahrungen mit solchen Wanzen, die Warmblütlerblut saugen, diese als „Typus der Wanzen" und ihre Ernährungsweise als „typisch" erscheinen; doch gab es natürlich zur Entstehungszeit der Wanzen keine Warmblütler).

Das generelle Fehlen von Filterkammern bei Heteroptera und deren häufiges Auftreten unter den „Homoptera" könnte in einem typologischen Sinne als Argument gegen die primäre Phytophagie angeführt werden, indem man eine Entwicklungsrichtung „fehlend — vorhanden" postuliert. Dies wäre aber nicht beweiskräftig, da Filterkammern mehrfach konvergent entstandene Bildungen einzelner Untergruppen niederen Ranges darstellen (Schlee 1969c: 12).

b) Argumente für die primäre Phytophagie der Heteroptera

Betrachtet man die Verwandtschaftsverhältnisse der Hemiptera und ihrer nähesten Verwandten, so ergibt sich ein Hinweis auf den primären Charakter der Phytophagie der Heteroptera:

Sämtliche Mitglieder der Hemiptera-Teilgruppen Coccina, Aphidina, Aleyrodina, Psyllina, Cercopoidea, Cicadelloidea, Cicadoidea, Fulgoroidea und Peloridiidae sind Pflanzensauger; unter den Heteroptera gibt es in sehr zahlreichen Teilgruppen Pflanzensauger, und auch alle Mitglieder der Schwestergruppe der Hemiptera, der Thysanoptera sind Pflanzensauger. Das Pflanzensaugen ist also eine Ernährungsweise, die offenbar schon der Stammgruppe der Thysanoptera + Hemiptera zukam und in allen ihren später entstandenen Teilgruppen mit Ausnahme einzelner Vertreter zahlreicher Familien der Heteroptera beibehalten wurde. Möglicherweise gilt dies schon für die Stammgruppe der Psocodea + Thysanoptera + Hemiptera, wobei alle Psocoptera pflanzliche Nahrung zu sich nehmen und die Phthiraptera zu tierischen Parasiten wurden — entsprechend den räuberischen Teilgruppen der Heteroptera.

Daß weder die Psocoptera noch die Thysanoptera Symbionten enthalten (und diese auch bei manchen phytophagen Wanzen, Corixidae, fehlen), kann leicht darauf

zurückgeführt werden, daß sie den gesamten Inhalt angestochener Pflanzenzellen saugen, nicht den wenig gehaltvollen Saft der Gefäße. Ein Modell hierfür geben die Typhlocybidae bzw. die Phylloxeridae, die als Ausnahmen innerhalb der Zikaden bzw. Blattläuse den gesamten Inhalt normaler Zellen aussaugen und die symbiontenlos sind, während die übrigen die Leitungsbahnen anstechen und Symbionten besitzen (ausführliche Darstellung bei KUNKEL 1967).

c) Schlußfolgerung

Bereits im Perm lassen sich Teilgruppen der Sternorrhyncha und Teilgruppen der Auchenorrhyncha nachweisen (BEKKER-MIGDISOVA 1962, cf. SCHLEE 1969 e). Schon allein aus diesen Fakten ist zu schließen, daß die Aufspaltung der Hemiptera-Stammgruppe und damit die Entstehung der Heteroptera vorher, d. h. wahrscheinlich im Karbon erfolgte.

In dieser Zeit standen als Nahrungsquellen für landlebende Tiere (Insekten) zahlreiche Arten von Pflanzen verschiedener Gruppen (über 3000 Arten sind beschrieben) und Insekten (über 1300 Arten aus 90 Familien sind bekannt) zur Verfügung. (Außerdem gab es Landschnecken und festgepanzerte Landwirbeltiere). Vom Nahrungsangebot her zu schließen, können sich die Wanzen ebensogut von Pflanzen wie von Tieren (Insekten) ernährt haben.

Die mir bekannten Argumente zugunsten primär räuberischer Lebensweise der Heteroptera sind nicht zwingend. Demgegenüber scheint mir die Stellung der Heteroptera (und Hemiptera) im System der Insekten für primäre Phytophagie zu sprechen. Mit dem (bakteriologisch, z. B. mit Hilfe der Gallertkugelhülle noch zu liefernden) Nachweis der Identität der a-Symbionten der verschiedenen Hemiptera-Teilgruppen wäre die primäre Phytophagie der Hemiptera und damit der Heteroptera beweisbar.

Es ist gut vorstellbar, daß die heute bei Heteroptera vorliegende symbiontische Mannigfaltigkeit das Ergebnis einer Entwicklung ist, während der zu der symbiontischen Grundausstattung der primär phytophagen Hemiptera („a-Symbiose"?) weitere Symbiosetypen hinzugefügt wurden bzw. die Symbiose abgebaut wurde. Die zusätzlichen Symbiosen können im Zusammenhang mit der immer vielgestaltiger werdenden Pflanzenwelt, d. h. sich differenzierender Ernährungsgrundlage gedeutet werden, der Verlust der Symbiose mit der Verwendung vollwertiger Nahrung (gehaltvoller Zellsaft bzw. tierischer Körpersäfte). Für beide Entwicklungsrichtungen sind Modelle innerhalb der pflanzensaugenden Homoptera bekannt.

VIII. Konvergenzhäufigkeit bei der Endosymbiose

Wie erwähnt, besteht ein Haupthindernis besonders der nichtmorphologischen Untersuchung in der Schwierigkeit, den Merkmalscharakter zu erkennen, d. h. Plesiomorphien, Synapomorphien und Konvergenz (einschließlich Parallelismen) zu unterscheiden.

Der erste Schritt bei der Suche nach den für phylogenetische Aussagen wichtigen Synapomorphien besteht in der Suche nach „strukturreichen Besonderheiten". Um den Nachweis einer Synapomorphie (d. h. eines gemeinsamen, nicht auf Konvergenz beruhenden abgeleiteten Merkmals zweier oder mehrerer Gruppen) zu erbringen, muß zunächst die Homologie und die Identität des Merkmals in diesen Gruppen gesichert sein, und es muß die Möglichkeit der Konvergenz ausgeschlossen werden. Beides ist bei nichtmorphologischen Merkmalen, einschließlich der Symbiose, sehr

schwierig. Außer der ungeheuren Variationsbreite aller Symbiose-Elemente innerhalb der Gruppen lassen sich sehr viele Veränderungen als Konvergenzen nachweisen; das gilt selbst für strukturreiche Merkmale. Die Form der Symbionten und Mycetome läßt sich für die Sicherung von Synapomorphien kaum verwenden (s. o.) und selbst für so kompliziert erscheinende Strukturen wie die „a-Organe" und für so differenziert erscheinende Übertragungsweisen wie der Übertritt aus Mycetomen in Ovarumhüllung und Einwanderung in die Eizelle ist Konvergenz erwiesen (da es bei verschiedensten Insekten vorkommt). Auch eine Reihe anderer besonderer Differenzierungen muß als Konvergenz bewertet werden:

Als Besonderheit kann an einem Eipol durch Rückzug des Plasmas eine „Empfangsgrube" gebildet werden, in der sich zunächst die Symbionten ansammeln, ehe sie vom Ei umwachsen werden. Dies geschieht bei mehreren Coccina-Familien (Buchner 1953: 213, 221—222, 234), bei Aleyrodina (l. c.: 281) und auch bei Mallophaga (l. c.: 442).

Das Ei kann auch eine zapfenförmige Erweiterung ausbilden, in welche die Symbionten einwandern: bei Psyllina und bei Aphidina-Wintereiern (l. c.: 288—289).

Während die Symbionten im allgemeinen das Mycetom verlassen und sie selbst das Ovar und das Ei besiedeln, können in manchen Fällen ganze Mycetocyten aktiv in die Eiröhren eindringen: Aleyrodina (l. c.: 281), Coccina-Diaspidae (*Aspidiotus* als Abweichung von den anderen Diaspidae; l. c.: 218), sowie Mallophaga l. c.: 442).

Im Ovar können als Besonderheit „Filialmycetome" eingerichtet werden: Heteroptera (*Nysius*, Schneider 1940); Fulgoromorpha (Buchner 1953: 348, 571; Abb. 197); Coccina (*Margarodes*, *Marchalina*; l. c.: 569, 570).

Mycetomsymbiose und Darmsymbiose kann innerhalb einer Gruppe vorkommen: Heteroptera, Auchenorrhyncha (bei Euscelidae und Membracidae als Ausnahme; l. c.: 303); Coccina (Coelostomatidae; l. c.: 248); Käfer (z. B. innerhalb der Familie Curculionidae).

Wegen dieser Konvergenzhäufigkeit in Verbindung mit enormer Variationsbreite innerhalb jeder Gruppe und umweltbedingter Modifikation vieler Merkmale ist der Nachweis des synapomorphen Charakters eines symbiontischen Merkmals nur äußerst selten möglich.

IX. Die Aussagekraft der Symbiose-Ergebnisse für die Phylogenie der Hemiptera

Die eingangs geäußerte Bemerkung, die Symbiosebefunde seien bisher nur typologisch gedeutet worden, mag überrascht haben, da die Symbioseforscher ihre Interpretation häufig „phylogenetisch" nennen. Für die früheren Arbeiten (auch Müller 1951, Buchner 1953) mag die phylogenetische Beweisführung im Sinne „Übereinstimmung = Verwandtschaftsindiz" bzw. „übereinstimmender Ursprungszustand homologer Merkmale = nahe Verwandtschaft" einsehbar sein. Heute müssen aber die phylogenetischen Ergebnisse der auf Hennig (1950, 1957, 1966 etc.) zurückgehenden Methode standhalten: nur synapomorphe Merkmale (d. h. gemeinsam abgeleitete homologe Merkmale, für die eine konvergente Entstehung ausgeschlossen werden kann) beweisen die näheste Verwandtschaft zweier Taxa.

Hier sollen noch einige Beispiele aufgeführt werden, welche methodisch bedingte Fehlschlüsse der Typologie der Symbioseforscher darstellen:

a) Die systematische Stellung der Peloridiidae

Die Peloridiidae wurden zu den Auchenorrhyncha-Fulgoromorpha gestellt, weil ein „Infektionshügel“ des a-Organs vorkommt und dieser nicht nach außen vorragt.

Es blieb unberücksichtigt, daß die Bildung der Infektionszone lediglich konvergent als Kontaktmetamorphose ausgelöst wird, so daß die Verwendung dieses Merkmals von vornherein für phylogenetische Schlußfolgerungen nicht zulässig ist (Konvergenz). Außerdem liegt nicht einmal eine einsehbare Typologie vor: Weder bei Fulgoromorpha ist die Ausbildung des Infektionshügels immer einheitlich versenkt („in der Regel mehr eingesenkt“, BUCHNER 1953: 305) noch ist er bei Cicadomorpha immer einheitlich vorragend („zumeist mehr oder weniger starke Vorwölbungen, unter Umständen sogar höchst auffällige, scharf abgesetzte Anhänge“, l. c.: 305), so daß man auf „Übergangsformen“ zwischen den „Typen“ stoßen muß, welche die Typengliederung illusorisch machen (graduelle Unterschiede). Vor allem aber besteht die Infektionsformen-Bildungszone bei Peloridiidae aus vergrößerten plasmareichen Mycetocyten, in denen vergrößerte Infektionsformen gebildet werden (MÜLLER 1951: 158 und Abb. 7); bei Auchenorrhyncha, sowohl Fulgoromorpha als auch Cicadomorpha, bestehen aber die Infektionszonen aus stark verkleinerten Zellen, welche kleinere Infektionsformen bilden (BUCHNER 1953: Abb. 163, 168, 170, 191, Text S. 305, 306, 339).

Es ist also überhaupt keine charakteristische Gemeinsamkeit der a-Symbiose zwischen Peloridiidae und Auchenorrhyncha oder gar deren Teilgruppe Fulgoromorpha nachgewiesen, die über die Tatsache „Ausbildung von Übertragungsformen“ hinausgeht (und diese ist konvergent, siehe Kapitel C IV). Die von MÜLLER und BUCHNER in diesem Fall angewandte Typologie ist nicht einsehbar; nach dieser Typologie wäre es mindestens ebenso gerechtfertigt, die Sternorrhyncha-Coccina-Teilgruppe Margarodidae mit den Peloridiidae zusammenzuschließen! (Beide weisen eine aus vergrößerten Mycetocyten bestehende, nicht vorragende Infektionszone an der Kontaktstelle mit dem Ovar auf, l. c.: 246).

b) Die „Übereinstimmung“ zwischen morphologischem und endosymbiontischem System der Familie Delphacidae

Als Beispiel für eine besonders gelungene Zusammenarbeit zwischen morphologischer Systematik im Sinne der „dynamischen Taxonomie“ von WAGNER und der phylogenetischen Deutung der Endosymbiose durch MÜLLER wird der Stammbaum der Auchenorrhyncha-Fulgoromorpha-Familie Delphacidae erachtet (MÜLLER 1962: 206 bis 208, und Abb. 2).

Es wird im folgenden gezeigt, daß die Symbioseergebnisse den „morphologischen“ Stammbaum nicht beweisen: Sie rechtfertigen weder dessen „anagenetische“ Komponente noch dessen „cladogenetische“, denn der Erwerb bzw. Verlust je eines Symbionten (q_1, q_2, p, q, r, f, H bzw. a) gibt keine Auskunft über die „Evolutionshöhe“, und vor allem sind die Stellen der Abzweigung, d. h. der Verwandtschaftsgrad der Gruppen überhaupt nicht bewiesen.

Der ursprüngliche Stammbaum (s. Abb. 1 nach MÜLLER 1962, Abb. 2) kann übersichtlicher in der Art der Abb. 2 gezeichnet werden. Der Besitz der Symbionten a + x liefert weder ein Argument für die Trennung Cixiidae — Delphacidae noch für die Abspaltung der einzelnen Delphacidae-Unterfamilien. In Abb. 2 sind die Stellen durch Pfeile markiert, an denen die entscheidende Begründung für den Stammbaum

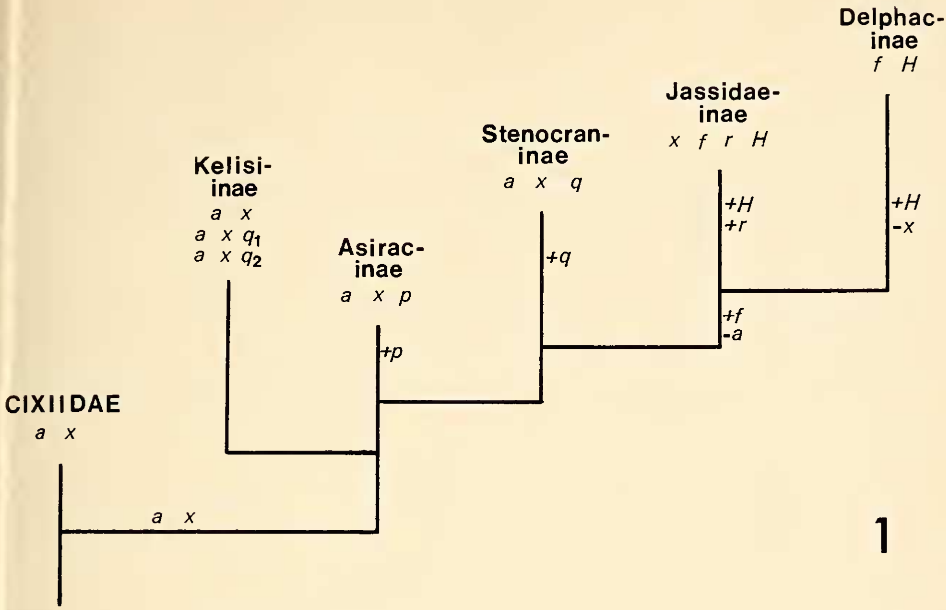


Abb. 1. Stammbaum der Zikadenfamilien Cixiidae und der Delphacidae-Unterfamilien, morphologisch erarbeitet von WAGNER, symbiontisch ergänzt von MÜLLER. (Nach MÜLLER 1962, Abb. 2).

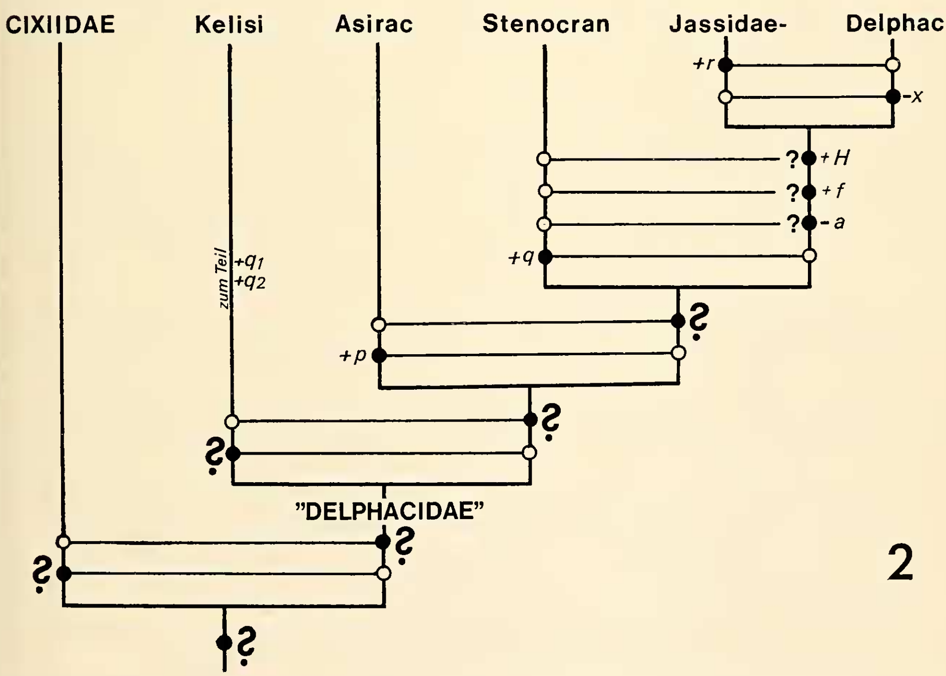


Abb. 2. Derselbe Stammbaum in Art eines Synapomorphieschemas dargestellt; Fragezeichen bezeichnen die fehlenden Beweise für die behaupteten Verwandtschaftsbeziehungen.

(Cladistics) fehlt: Es sind praktisch alle Stammbaumpunkte, an denen die Zusammengehörigkeit von Teilgruppen nachgewiesen werden müßte!

Lediglich für den Zusammenschluß der Jassidaeinae und Delphacinae scheinen mehrere gemeinsame Besonderheiten zu sprechen. Es handelt sich aber um das zusätzliche Auftreten der Symbionten H und f, die auch in allen anderen Familien der Fulgoromorpha vorkommen (MÜLLER 1962, Abb. 1), bzw. den Verlust des a-Symbionten, der bei 36 % aller untersuchten Auchenorrhyncha bekannt ist (MÜLLER 1962: 192), so daß diese drei Merkmale nicht als Synapomorphie erwiesen sind (Konvergenz).

Die wirkliche Aussage dieser Symbiontenergebnisse ist in Abb. 3 dargestellt: Lediglich einige Unterfamilien (Asiracinae, Stenocraninae, Jassidaeinae und Delphacinae) sind durch einen neuerworbenen Symbionten (bzw. Verlust von x) charakterisiert. Auch das gilt nur, wenn der jeweilige neue Symbiont in allen Vertretern der Unterfamilie nachgewiesen ist, und sonst nirgends vorkommt.

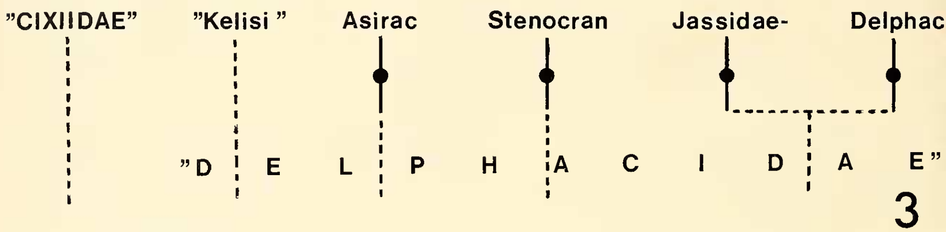


Abb. 3. Die wirkliche Aussage der Symbiontenbefunde der Abb. 1 für die Aufstellung eines Stammbaums der Delphacidae-Unterfamilien und Cixiidae: Nur ein Teil der Taxa ist charakterisiert (d. h. ihre Monophylie bewiesen); die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen diesen Taxa (einschließlich der Zusammengehörigkeit der Delphacidae) sind symbiontisch unbewiesen.

Dagegen sind die meisten Teile des Stammbaums unbewiesen:

Die Unterfamilie Kelisiinae ist nicht definiert: in ihr fehlen zum Teil symbiontische Neuerungen, zum Teil tritt der Symbiont q_1 auf, zum Teil der Symbiont q_2.

Die Arten der Kelisiinae, die weder q_1 noch q_2 aufweisen, enthalten nur a + x, ebenso wie die Cixiidae, und es ist symbiontisch nicht begründet, warum sie nicht in diese andere Familie gestellt werden.

Die Cixiidae sind nicht definiert (sie weisen nur die Symbiontenkombination a + x auf, die allen Fulgoromorpha-Teilgruppen zukommt).

Ferner ist symbiontisch nicht begründet, warum die Cixiidae und die Delphacidae überhaupt nahe verwandt sein sollten (a + x gilt für alle Fulgoromorpha! — MÜLLER 1962, Abb. 1).

Weiterhin fehlt jede Begründung für die Verzweigungsfolge des Stammbaums, d. h. für den Verwandtschaftsgrad der Delphacidae-Unterfamilien untereinander.

c) Der symbiontisch begründete „Stammbaum der Zikaden"

Schließlich sei noch auf den bei BUCHNER (1953: 664) angegebenen, von MÜLLER stammenden „hypothetischen Stammbaum der Zikaden" eingegangen. Dieser Stammbaum erscheint mir nicht nur „hypothetisch", sondern völlig unbegründet.

So zweigt von dem „Urzustand" mit alleiniger a-Symbiose ein Ast ab, der direkt und alleinig zu den Cercopoidea („Cercopides") führt; als Begründung dient

ausschließlich der Besitz der Symbionten a + B_1 (die bei 12 Cercopidae gefunden wurden).

Dieselben Symbiosen a + B_1 finden sich aber auch in anderen Ästen des „Stammbaums“: Einmal sollen sie den Ast der Cicadoidea („Cicadides“) rechtfertigen, da die Kombination bei 4 Cicadidae gefunden wurde. „a + B_1“ ist also einerseits „Begründung“ für Cicadoidea und andererseits für Cercopoidea! (Dasselbe gilt für „a + B_1 + B_2“). Ferner findet man a + B_1 in einem der Cicadelloidea-Äste (gefunden an einer Cicadellidae-Art) sowie — in Kombination mit zusätzlichen Symbionten — an mehreren anderen Cicadelloidea-Ästen (und belegt mit Cicadelliden- und Membraciden-Arten). a + B_1 findet sich aber, mit weiteren Symbionten, auch in einem Zweig der Fulgoromorpha (belegt mit verschiedensten Familien). B_1 alleine taucht schließlich am letzten Ende einer weiteren Verzweigung des Fulgoromorpha-Teils aus B_1-losen Vorstufen auf.

Die Symbiosen a + H (nachgewiesen an 8 Cicadidae) sollen den „Urzustand“ („Procicadina“) für die Fulgoromorpha („Profulgorides“) und die „Projassides“, nämlich die Cicadomorpha-Teilgruppen Cicadelloidea und Cicadoidea darstellen, während die Cercopoidea direkt vom Zustand der Peloridiidae abgeleitet werden.

Ferner fällt noch auf, daß in diesem Stammbaumentwurf der Symbiont H an der Basis aller Auchenorrhyncha (mit Ausnahme der Cercopoidea) steht, während die H-Symbiose in dem von MÜLLER (1962, Abb. 1) gegebenen „hypothetischen Beziehungen zwischen der stammesgeschichtlichen Entfaltung der Zikaden und ihren Endosymbiosen“ jeweils erst in den höchstentwickelten Vertretern der verschiedenen Teilgruppen (Familien) auftaucht.

Auch bei dem neueren Stammbaum (l. c.) sind die Familien und Überfamilien und ihre Verwandtschaftsbeziehungen symbiontisch nicht charakterisiert. Die Symbionten a + x sind z. B. an der Basis aller Fulgoromorpha zu finden, also als Grundausstattung der Fulgoromorpha deutbar. Die Familien Delphacidae, Cixiidae, Fulgoridae, Issidae und Flatidae sind symbiontisch aber durch nichts als getrennte Familien erkennbar. Parallel erfolgt in ihnen allen der Ersatz von a + x durch f + H. Daher kann keine Form mit der Symbiose a + x oder f + H oder x + f einer bestimmten Familie zugeordnet werden!

Der Symbiont H taucht sogar innerhalb der Cicadomorpha-Cicadelloidea und Cicadoidea auf. Außer, daß a + t offenbar als Grundausstattung der Cicadelloidea zu betrachten sind, läßt sich nur der parallele Ersatz von a + t zu a + H bzw. H ablesen. Keine der Cicadomorpha-Familien ist symbiontisch charakterisiert!

Der Verzweigungsmodus des Stammbaums von MÜLLER (l. c.) ist durch nichts begründet, d. h. die Verwandtschaftsverhältnisse der Auchenorrhyncha-Familien und -Überfamilien sind symbiontisch völlig unbewiesen.

Es ist lediglich wahrscheinlich gemacht, daß der x-Symbiont zur Grundausstattung der Fulgoromorpha, und der t-Symbiont zu der der Cicadelloidea gehört.

D Diskussion der Eistrukturen

Die schon zitierte Ansicht von COBBEN (1965: 62), daß die Micropyle-Strukturen der Eier für eine Zugehörigkeit der Peloridiidae zu den Homoptera-Cicadomorpha

(Cicadelloidea = „Jassoidea") sprächen, scheint mir nicht zwingend begründet. Analysiert man die „Ähnlichkeiten", so ergibt sich:

Die Zahl der Micropylen ist nicht nur bei Peloridiidae und „Jassoidea" hoch, sondern auch bei „allen Hauptgruppen" der Wanzen „parallellaufend" (l. c.: 40, 41; cf. SOUTHWOOD 1956). Es handelt sich um Parallelismen („Anagenese" im Sinne von WAGNER). Außerdem ist die Zahl selbst innerhalb der als „einheitlich gebaut" (l. c.: 33) bezeichneten Cicadellidae, Jassidae etc. von 1 bis 8 verschieden.

Die Lage der Micropylen gibt ebenfalls keinen eindeutigen Aufschluß. In beiden großen Teilgruppen der Auchenorrhyncha gibt es apikale Micropylen (Fulgoromorpha: Issidae, Dictyopharidae, Derbidae, Tettigometridae, Ricaniidae, Acanaloniidae, bzw. Cicadomorpha: Cercopidae, Aphrophoridae). In beiden Großgruppen gibt es subapikal liegende Micropylen (Fulgoromorpha: Cixiidae, Delphacidae bzw. Cicadomorpha: Cicadidae, Tibicinidae, Ledridae etc.). Innerhalb mancher Gruppen kommen subapikale Lage und weit zur Eimitte hin gelegene Micropylen vor, so auch innerhalb der Jassoidea (diese sind also auch in dieser Hinsicht keineswegs einheitlich).

Auch die Form der Micropylkanäle beweist nicht eine enge Zusammengehörigkeit von Peloridiidae und Jassidae, denn lange gebogene Micropylkanäle kommen nicht nur bei Peloridiidae, Cicadellidae, Deltocephalidae, Jassidae, sondern auch bei Ledridae, Cicadidae, Tibicinidae, Cercopidae, Aphrophoridae vor. Selbst unter Fulgoromorpha sind die Micropylen nicht immer nur als einfacher gerader Kanal ausgebildet, sondern zum Teil verlängert und gekrümmt (l. c., Abb. 37, 39).

Die Form der Eier variiert innerhalb der Gruppen auch stark, so daß diese keine Beweiskraft hat.

Insgesamt scheint mir auch der „Stammbaum der Eiphylogenese" (l. c., Abb. 84) nicht den unterlegten Homoptera-Stammbaum zu beweisen. So sind übereinstimmende Eitypen z. B. bei Delphacidae und Cicadidae (Arten Nr. 21 bzw. 35) eingetragen, ebenso bei Cicadidae und Jassoidea (Arten Nr. 33, 34 bzw. Nr. 41, 46, 54). Die im Text (l. c.: 33) als „einheitlich gebaut" bezeichneten Eier der Cicadellidae, Deltocephalidae, Jassidae, Typhlocybidae werden im Stammbaum als „Mosaikmuster, Arten 38—59" eingetragen und insgesamt zu den „Jassidoidea" gestellt.

Zusammenfassung: Zahl, Lage und Form der Micropylen und die Eiform variieren innerhalb zahlreicher Familien, so daß „ähnliche" Ausbildungen der Eistrukturen in verschieden entfernten Gruppen auftreten. Häufige Konvergenzen bzw. Parallelismen kommen nicht nur bei Zikaden, sondern auch bei Heteroptera (SOUTHWOOD 1956) vor. Mit dem „Eityp" lassen sich weder „die Homoptera" charakterisieren, noch die Gruppierung der Auchenorrhyncha in Fulgoromorpha und Cicadomorpha nachweisen noch etwa die Zusammengehörigkeit einer Teilgruppe wie Cicadelloidea beweisen.

Es kann also nicht als erwiesen gelten, daß die Micropyle-Strukturen die Zugehörigkeit der Peloridiidae zu den Homoptera oder gar zu einer bestimmten Teilgruppe beweist.

E Begründung des Schwestergruppenverhältnisses der Heteroptera + Coleorrhyncha

Die Monophylie der Gesamtgruppe Heteropteroidea (Heteroptera + Coleorrhyncha) wird durch folgende Synapomorphien erwiesen (cf. Abb. 4).

Merkmal 1: Besonderheiten des Fühlers (S. 7).

Merkmal 2: Flügelmerkmal von WOOTTON (1965: „tracheal capture“, d. h. Umleitung einer Analader über die Clavusfalte hinweg in eine Cubitalader).

Merkmal 3: Bauplan des Abdomens (S. 6)

Merkmal 4: Struktur des Analkegels (S. 3)

Merkmal 5: Ausbildung des Sklerits an der Aedeagusbasis (S. 5)

Daß die beiden Gruppen in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen, wird durch die Autapomorphien gezeigt:

Das Merkmal 6 (Vorhandensein einer Gula, prognathe Stellung der Mundwerkzeuge) kennzeichnet die Heteroptera, die Merkmale 7 und 8 (Vorhandensein von

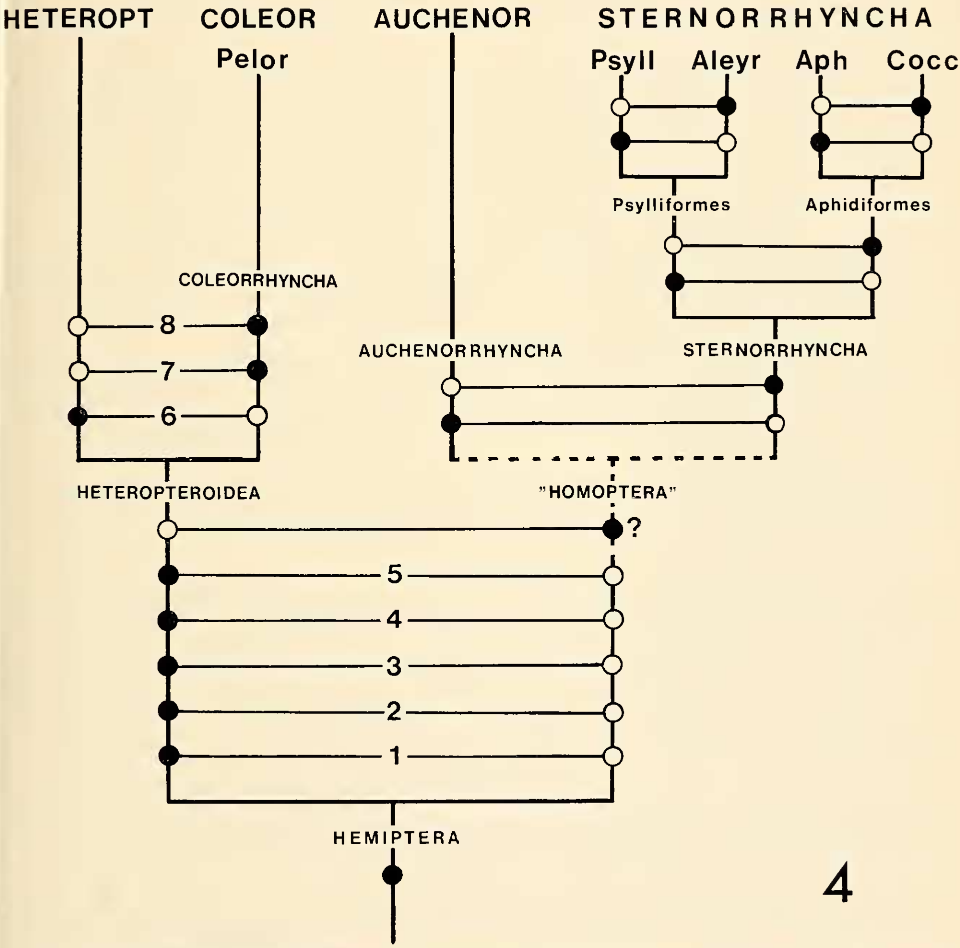


Abb. 4. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Hemiptera, in Art eines HENNIG'schen Synapomorphieschemas dargestellt. Die Zahlen 1—8 sind auf S. 23 definiert, die unbezifferten Synapomorphien sind bei SCHLEE 1969 b, c, e behandelt. Die Monophylie der „Homoptera“ ist noch unbewiesen.

propleuralen Antennenscheiden und Struktur der Frontalloben) sind abgeleitete Eigenheiten der Peloridiidae.

Die Stellung der Heteropteroidea im System der Hemiptera ist in Abb. 4 dargestellt, soweit die Verwandtschaftsbeziehungen der anderen Teilgruppen schon erwiesen sind.

Zusammenfassung

1. Die zu den Hemiptera gehörigen Coleorrhyncha (Peloridiidae) weisen übereinstimmende Merkmale mit Heteroptera und mit Homoptera auf. Ihre Verwandtschaftsverhältnisse wurden verschiedenartig gedeutet. Die bisherigen Ansichten werden diskutiert, und die Stellung der Coleorrhyncha im phylogenetischen System der Hemiptera wird hier mit Synapomorphien (sensu Hennig) begründet.
2. Die von Myers & China als „homopterous characters" angegebenen und später allgemein akzeptierten morphologischen Merkmale stellen keine Synapomorphien dar und beweisen also nicht enge Verwandtschaft zwischen Coleorrhyncha und Homoptera.
3. Die von Symbioseforschern vertretene Ansicht über die Zugehörigkeit der Peloridiidae zu einer Teilgruppe der Homoptera wird abgelehnt. Es wird gezeigt, daß die bisher als beweiskräftig erachteten Symbiosemerkmale keine Synapomorphien, sondern Konvergenzen darstellen (insbesondere wird die „a-Symbiose" diskutiert).
4. Es wird nachgewiesen, daß überdies keine wirkliche Übereinstimmung der a-Symbiose zwischen Peloridiidae und Auchenorrhyncha oder gar deren Teilgruppe Fulgoromorpha vorliegt, daß die bisherige Deutung also weder eine phylogenetische noch eine gute typologische Bewertung darstellt.
5. Die auf Symbiose begründeten „Stammbäume" der Auchenorrhyncha und der Delphacidae werden diskutiert und ihr Mangel an Synapomorphien aufgezeigt.
6. Es wird diskutiert, ob die a-Symbionten die symbiontische Grundaustattung der Hemiptera bilden.
7. Es werden Gründe für die primäre Phytophagie der Hemiptera und der Heteroptera angeführt und die Deutungen für das Fehlen von Endosymbiose bei einzelnen Hemiptera-Teilgruppen diskutiert.
8. Die Micropyle-Strukturen der Eier, mit deren Hilfe enge Beziehungen der Coleorrhyncha mit der Homoptera-Hauptgruppe Cicadomorpha (Teilgruppe Cicadelloidea) vermutet wurden, können nicht als beweiskräftig erachtet werden, da Konvergenzen und Parallelismen der Micropylestrukturen häufig sind, so daß weder die Homoptera noch einzelne Teilgruppen mit Hilfe dieser Strukturen gekennzeichnet sind.
9. Synapomorphien der Heteroptera + Coleorrhyncha lassen sich an Besonderheiten des Fühlers, des Flügels, der Abdominalsegmente, des Analkegels und eines Aedeagussklerites nachweisen.
10. Diese Synapomorphien erweisen die Coleorrhyncha (Peloridiidae) als nächste Verwandte der Heteroptera, mit denen sie ein Schwestergruppenverhältnis bilden. Die Gesamtgruppe ist monophyletisch und wird als „Heteropteroidea" bezeichnet. Ihre Stellung im phylogenetischen System der Hemiptera ist in Abb. 4 dargestellt.

Summary

1. Coleorrhyncha (Peloridiidae) exhibit common features with both Heteroptera and Homoptera. Their kinship relations were interpreted in different ways. The previous views are discussed. The Coleorrhyncha's position in the phylogenetic system of the Hemiptera is proved by synapomorphies (in the sense of HENNIG).
2. The features interpreted by MYERS & CHINA as „homopterous characters", which have been accepted later on, do not represent synapomorphies. Therefore, they do not prove the close relationship between Coleorrhyncha and Homoptera.
3. The opinion that Peloridiidae belong to a partial group of Homoptera is rejected. It is shown that the symbiontic features, upon which this view was based, are not synapomorphies but the following convergences:

   The characteristics of the „a-organs" are the results of a metamorphosis at the points of contact between mycetom and ovarium. The characteristic deviations occur not only in hemipterous groups but also in quite different insect groups, as soon as there is such a contact. Thus, these characters prove to be convergences.

   The same is true for the peculiarities of the „a-symbionts" such as the transformations of the symbionts and their migration towards the ovarium and the infection of the egg. These are not synapomorphies of Peloridiidae plus Homoptera-Auchenorrhyncha-Fulgoroidea, for this kind of egg infection is common to all types of symbionts localized in mycetoms (Hemiptera and other insect groups), and the transformation of the symbionts proves to be simply a reaction to various types of (chemical) alternation of the symbionts' environment. This transformation concerns bacteria as well as yeast symbionts, and occurs in Hemiptera and other insect groups.
4. Besides this, real uniformity of the „a-symbiosis" between Peloridiidae and Auchenorrhyncha or even its partial group Fulgoromorpha is proved to be wanting, thus the previous interpretation is neither a phylogenetic nor a good typological evaluation.
5. The „phylogenetic trees" of Auchenorrhyncha and Delphacidae respectively, based upon symbiosis, are discussed and their lack of synapomorphies is pointed out.
6. It is discussed whether the jelly-like envelope of the „a-symbionts" enables the proof of the identity of these symbionts in all hemipterous partial groups. The positive interpretation of this question would mean that the „a-symbionts" represent the Hemiptera's basic symbiosis.
7. Arguments are listed that suggest the Hemiptera and the Heteroptera are primarily phytophagous. The interpretations for the lack of endosymbioses in some partial groups of Hemiptera are discussed.
8. The micropyle structures of the eggs which were used as arguments for close relationships between Coleorrhyncha and the Homoptera-Cicadomorpha-Cicadelloidea must not be used as evidence, because convergences and parallelisms are frequent, and neither the Homoptera nor any partial groups may be characterized by these structures.
9. The monophyly of Heteroptera + Coleorrhyncha is proved by peculiarities of the antenna, wing, abdominal segments, anal cone and sclerite of the aedeagus.

10. These synapomorphies evidence the Coleorrhyncha (Peloridiidae) as the closest relatives of the Heteroptera, with whom they form a sister-group. The total group Heteroptera + Coleorrhyncha is monophyletic and is designated „Heteropteroidea". Its position within the phylogenetic system of the Hemiptera is shown in fig. 4.

Literatur

BERGROTH, E. (1924): A new genus of Peloridiidae (Hem.-Het.) from New Zealand. — Ent. Mo. Mag. 60, 178—181.

BREDDIN, G. (1897): Ergebnisse der Hamburger Megalhaensischen Sammelreise 2 (4), 10—13. Hamburg.

BRUNDIN, L. (1966): Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae, and the austral Heptagyiae. — Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. (4) 11, 1—472.

— (1968): Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. — Nobel Symposium 4, 473—495.

BUCHNER, P. (1953): Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. — 771 pp. Basel und Stuttgart.

CHINA, W. E. (1924): A new genus of Peloridiidae from Tasmania. — Ent. Mo. Mag. 60, 199—203.

— (1927): A subbrachypterous male of *Peloridium hammoniorum* Breddin (Heteroptera, Peloridiidae). — Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 19, 622—625.

COBBEN, R. H. (1965): Das aero-mikropylare System der Homoptereneier und Evolutionstrends bei Zikadeneiern (Homoptera, Auchenorrhyncha). — Zool. Beiträge N.F. 11, 13—69.

EVANS, J. W. (1940/1941): The morphology of *Tettigarcta tomentosa* White. — Papers & Proc. Roy. Soc. Tasmania 1940, 35—49, 1941.

— (1963): The phylogeny of the Homoptera. — Ann. Rev. Ent. 8, 77—94.

HAGLUND, (1899): Svenska expeditionen till Magellansländerna 2 (9). Stockholm.

HELMSING, I. W. & W. E. CHINA (1937): On the biology and ecology of *Hemiodoecus veitchi* Hacker. — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 19, 473—489.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 pp. Berlin.

— (1957): Systematik und Phylogenese. — Ber. Hundertjahrfeier dtsch. ent. Ges. Berlin, 50—71.

— (1966): Phylogenetic systematics. — Univ. Illinois Press, Urbana, Chicago, London. 263 pp.

KRAMER, S. (1950): The morphology and phylogeny of Auchenorrhynchous Homoptera (Insecta). — Illinois Biol. Monogr. 20, Nr. 4, 1—78.

KUNKEL, H. (1967): Systematische Übersicht über die Verteilung zweier Ernährungsformtypen bei den Sternorrhynchen (Rhynchota, Insecta). — Z. Angew. Zool. 54, 37—74.

MÜLLER, H. J. (1938/1939): Die intrazelluläre Symbiose bei *Cixius nervosus* und *Fulgora europaea* als Beispiele polysymbionter Zyklen. — Verh. Int. Kongr. Ent. Berlin, 877—894.

— (1949): Zur Systematik und Phylogenie der Zikaden-Endosymbiosen. — Biol. Zbl. 68, 343—368.

— (1951): Über die intrazellulare Symbiose der Peloridiide *Hemiodoecus fidelis* Evans (Homoptera Coleorrhyncha) und ihre Stellung unter den Homopterensymbiosen. — Zool. Anz. 146, 150—167.

— (1962): Neuere Vorstellungen über Verbreitung und Phylogenie der Endosymbiosen der Zikaden. — Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 190—210.

MYERS, J. G. & W. E. CHINA (1929): Systematic position of the Peloridiidae as elucidated by a further study of the external anatomy of *Hemidoecus leai* China. — Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 3, 282—294.

PESSON, P. (1951a): Homoptères, in: GRASSÉ, Traité de Zoologie 10, 1216—1462.

— (1951b): Thysanoptères, in: GRASSÉ, Traité de Zoologie, 10, 1805—1868.

POISSON, R. (1951): Hétéroptères, in: GRASSÉ, Traité de Zoologie 10, 1657—1804.

POISSON, R. & P. PESSON (1951): Hémiptéroides, Généralités, in: GRASSÉ, Traité de Zoologie 10, 1385—1390.

PRIESNER, H. (1926—1928/1963): Die Thysanopteren Europas. 755 pp. Wien/Amsterdam (Neudruck).

REMANE, A. (1967): Phylogenetische Methoden außerhalb der morphologischen Verwandtschaftsforschung (Parasitologie, Biochemie). — Zool. Anz. 179, 80—89.

RICHARDS, W. R. (1966): Systematics of fossil Aphids from Canadian Amber (Homoptera: Aphididae). — Can. Ent. 98, 746—760.

SCHLEE, D. (1969a): HENNIG's principles of phylogenetic systematics, an „intuitive, statistico-phenetic taxonomy"? A reply to Dr. COLLESS' paper „The phylogenetic fallacy". — Syst. Zool. 18, 127—134.

— (1969b): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha. Phylogenetische Studien an Hemiptera I. Psylliformes (Psyllina + Aleyrodina) als monophyletische Gruppe. — Z. Morph. Tiere 64, 95—138.

— (1969c): Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sternorrhyncha aufgrund synapomorpher Merkmale. Phylogenetische Studien an Hemiptera II. Aphidiformes (Aphidina + Coccina) als monophyletische Gruppe. — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 199, 1—19.

— (1969d): Bau und Funktion des Aedeagus bei Psyllina und deren Bedeutung für systematische und phylogenetische Untersuchungen (Insecta, Hemiptera). — Z. Morph. Tiere 64, 139—150.

— (1969e): Der Flügel von Sphaeraspis (Coccina), prinzipiell identisch mit Aphidina-Flügeln. Phylogenetische Studien an Hemiptera V: Synapomorphe Flügelmerkmale bei Aphidina und Coccina. — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 211, 1—11.

SCHNEIDER, G. (1940): Beiträge zur Kenntnis der symbiontischen Einrichtungen der Heteropteren. — Z. Morph. Ökol. Tiere 36, 595—644.

SINGH-PRUTHI, H. (1925): The morphology of the male genitalia in Rhynchota. — Trans. ent. Soc. London 1925, 127—267.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. 667 pp. New York and London.

SOUTHWOOD, T. R. E. (1956): The structure of the eggs of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group. — Trans. R. ent. Soc. London 108, 163—221.

WEBER, H. (1930): Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. 543 pp. Berlin.

WOOTTON, R. (1965): Evidence for tracheal capture in early Heteroptera. — Proc. XII. Inter. Congr. Ent. (1964 London), 65—67.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Dieter Schlee, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.